Tome 36, nº 3. — Mars 1929.

Das Gebiss von Varanus niloticus L. und von Dracaena guianensis Daud.

Ein Beitrag zur Kenntnis des Reptiliengebisses, nebst einem Anhang über die Entstehung der Zahnformen im allgemeinen

von

Bernhard PEYER.

Mit 9 Textfiguren.

EINLEITUNG.

Die vorliegende, vor längerer Zeit durchgeführte Untersuchung bildete 1919 einen Beitrag zu der als Manuskript überreichten Festschrift für Prof. Otto Stoll in Zürich. Verschiedene Umstände verzögerten die Publikation. Im Jahre 1922 ist Prof. Stoll gestorben, aber das Gedächtnis an sein anregendes, vielseitiges wirken ist noch lebendig. Die kleine Arbeit ist ein Zeichen dankbarer Erinnerung an den grossen Forscher und Lehrer Stoll.

Die eigenartigen Zahnformen von *Varanus niloticus* L., sowie von *Dracaena guianensis* Daud. haben schon lange die Aufmerksamkeit der Untersucher auf sich gezogen. In Richard Owen's *Odontography* (1840-45 [1]) finden sich schon beide Formen beschrieben und abgebildet (*Varanus niloticus*, Text S. 264, Atlas Pl. 68, Fig. 4; *Dracaena* unter der Bezeichnung *Thorictes Dracaena* D. & B,. Text S. 255, Atlas Pl. 66, Fig. 6). Später wurde dann für den Nilvaran von Lönnberg (1903-1904) durch Untersuchung des Mageninhaltes festgestellt, dass die von der Gebissnorm der Familie der Varaniden abweichende Form der Zähne von *V. niloticus* zusammenhängt mit einer besonderen Ernährungsweise. Für

[1] Die hinter den Autornamen in Klammer beigefügten Jahreszahlen beziehen sich jeweils auf das Literaturverzeichnis am Schluss der Arbeit.

Dracaena guianensis, jene seltene, grosse Echse, welche zur Familie der Tejiden gehört und im Amazonasgebiete, sowie in Guyana vorkommt, erbrachte HAGMANN (1910), ebenfalls durch Untersuchung des Mageninhaltes, denselben Nachweis. Aus einer *Dracaena* betreffenden Anmerkung OWENS (*op. cit.*, S. 255) muss übrigens entnommen werden, dass schon er diesen Zusammenhang kannte, oder wenigstens vermutete. In grossen Zügen sind demnach diese beiden Fälle von Spezialisation des Reptiliengebisses schon lange bekannt. In der folgenden Untersuchung kann es sich daher nur darum handeln, die frühern Ergebnisse zu ergänzen und sodann anhangsweise deren prinzipielle Bedeutung zu erörtern.

Bevor ich beginne, möchte ich Herrn Geheimrat Richard v. HERTWIG, Herrn Professor C. ZIMMER und Herrn Professor L. MÜLLER-MAINZ, in München, meinen aufrichtigen Dank aussprechen für die mannigfache Förderung, welche ich auch hinsichtlich dieser Arbeit im Münchner zoologischen Institute wie in der zoologischen Staatssammlung erfahren habe.

I.

DIE ZÄHNE VON *VARANUS NILOTICUS*.

Entsprechend ihrem ausgedehnten Verbreitungsgebiete haben die verschiedenen Arten von Varan-Echsen sich an recht verschiedene Lebensbedingungen angepasst; BREHM's *Tierleben* (5. Bd. der 4. Auflage, S. 123 und folg.) gibt davon eine recht anschauliche Schilderung. Ob es sich nun aber um Wüstentiere handelt, oder um Formen, die fast richtige Wassertiere geworden sind — immer sind die Varaniden überaus flinke Räuber, und deshalb wundert es uns nicht, alle mit denselben spitzkegelförmigen, seitlich komprimierten Zähnen ausgerüstet zu sehen. (Eine gute Vorstellung von diesem Varanidengebiss gibt die vortreffliche Abbildung eines Varanschädels, welche sich in den neueren Auflagen von ZITTEL's *Grundzüge der Palaeontologie* findet: II. Aufl., Fig. 341, S. 208; IV. Aufl., Fig. 357, S. 255.)

Schon R. OWEN (*Odontography*, S. 264) hebt nun aber hervor, dass bei ältern Individuen von *V. niloticus* die hintern Zähne stumpf, höckerförmig seien. (Seine weitere Angabe « alle andern

Varane haben schneidende Zähne» ist dahin zu berichtigen, dass stumpfe hintere Zähne noch bei wenigen andern Varanen auftreten können, z. B. bei *Varanus ocellatus*, sowie an einem in der Münchner Sammlung befindlichen, nicht näher bestimmten Schädel eines *Varanus* von den Philippinen. Wie mir Professor Müller-Mainz freundlichst mitteilte, kommen diese Gebissdifferenzen bei nahe verwandten Formen vor, welche nach den übrigen Merkmalen kaum auseinander zu halten sind.

Wie schon erwähnt, hat nun Lönnberg (1903-04) für den Nilvaran von Kamerun durch Untersuchung des Mageninhaltes festgestellt, dass die Hauptnahrung dieser Echse aus grossen Landschnecken (Achatinen) besteht, und er hat auf den Zusammenhang hingewiesen, der notwendigerweise zwischen dieser Ernährungsart und der Ausbildung eines stumpf-höckerigen Schalenknackgebisses bestehen muss. In Brehm's *Tierleben* (Bd. 5 der IV. Aufl., S. 129) werden die Beobachtungen Lönnbergs auch für die Nilvarane vom Kongo bestätigt, «und auch ein von Werner untersuchtes



Fig. 1.

Varanus niloticus L., juvenil.

Unterkiefer eines Exemplares von 22 mm Schädelbasislänge.

Exemplar aus dem Sudan, das seinen Magen mit Süsswasserkrabben (*Potamon*) gefüllt hatte, trug abgerundete Zähne in beiden Kiefern». Es wäre wünschenswert, dass in allen Fällen, wo *Varanus*-Arten mit stumpfhöckerförmigen Zähnen auftreten, auch die Nahrungsweise festgestellt würde.

Der junge *Varanus niloticus* besitzt noch ein durchaus homodontes, aus spitzigen Kegelzähnen zusammengesetztes Gebiss. Figur 1 zeigt den Unterkiefer eines Exemplares von 22 mm Schädelbasislänge. Wie entstehen nun die stumpfen Formen der hintern Zähne bei alten Varanen? Sind sie nur das Resultat von Zahnabnutzung, oder von veränderter Anlage der Ersatzzähne?

Aus Figur 2 geht nun ohne weiteres hervor, dass die Anlage der Ersatzzähne beim alten Varan ganz anders geformt ist, als diejenige junger Tiere. Es standen mir keine Zwischenformen zwischen der in Figur 1 abgebildeten Jugendform und völlig ausgewachsenen Individuen zur Verfügung. Es darf aber mit der grössten Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass die Zahnanlage, welche beim juvenilen Nilvaran (der Form des funktionierenden Zahnes nach zu schliessen, direkt beobachten konnte ich nicht) spitz sein muss, mit jeder neuen Zahngeneration stumpfer wird, bis dann bei alten Individuen die Zahnscherbchen in Form von flachen Näpfchen

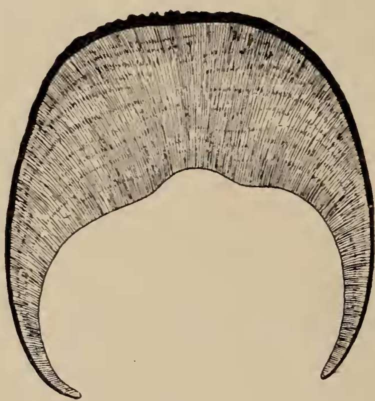


Fig. 2.

Varanus niloticus L.

In Ausbildung begriffener Ersatzzahn eines alten Exemplares. Schmelz schwarz getuscht. Vergr. 10 ½ : 1. Vertikalschliff.

angelegt werden, welche der obern Kuppe des späteren Zahnes entsprechen. Der cylindrische Hauptteil entsteht später. Somit wird die stumpfe Form der hintern Zähne im Gebiss des Nilvaran's in erster Linie durch veränderte Form der Zahnanlage hervorgerufen. Durch Zahnabnutzung wird dann manchmal die Zahnform noch weiter verändert, indem bei der starken Beanspruchung die flache Schmelzkuppe völlig verschwinden kann. Dann hat der Zahn reine Cylinderform angenommen; auf der ebenen Kaufläche tritt das Zahnbein frei zu Tage; der Schmelz umschliesst als oben offenes Rohr den Dentincylinder.

Die Strukturverhältnisse der stumpf-höckerförmigen Zähne von *Varanus niloticus* sind, abgesehen von der Zahnbasis, so ziemlich dieselben geblieben wie bei den spitzigen Kegelzähnen der übrigen Varaniden, wie ja überhaupt der feinere Bau der Zähne bei den meisten Reptilien ziemlich einförmig erscheint, verglichen mit den mannigfaltigen Strukturen der Fischzähne. Unter der kräftigen Schmelzkuppe liegt eine Dentinschicht, welche von überaus gleichmässig verteilten zarten Dentinröhrchen durchsetzt ist. Auf Ver-

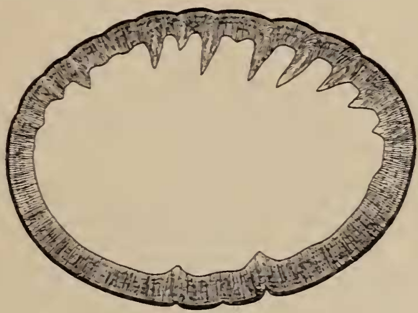


FIG. 3.

Varanus niloticus L.

Horizontalschliff durch einen Ersatzzahn (Vergr. 10½ : 1).

tikalschliffen finden sich im Dentin in ziemlich regelmässigen Abständen concentrisch angeordnete, dunklere Streifen, welche jedenfalls Wachstumsabsätze bezeichnen, sog. Konturlinien.

Die Schmelzschicht lässt an ihrer Basis eine horizontale Schichtung erkennen. Im obern Teil der Zahncalotte der stumpfen hintern Zähne von *Varanus niloticus* weist die Schmelzoberfläche eine feine Riefung auf. Dieselbe Riefung lässt sich bei Lupenvergrösserung auch an den plattenförmigen Zähnen von *Dracaena guianensis* wahrnehmen. Auch manche der Pflasterzähne von *Placodus* sind (laut Beschreibung, vergl. ZITTEL, *Grundzüge der Palaeontologie*, Bd. II, 2. Aufl. 1911, S. 238) an ihrer Oberfläche von feinen Runzeln bedeckt. In allen diesen Fällen handelt es sich um Schalenknackgebisse (siehe auch Seite 11); da liegt der Gedanke nahe, diese Schaffung einer rauhen Oberfläche in ihrer

funktionellen Bedeutung zu vergleichen mit den Rauhigkeiten, mit denen die Wangen eines eisernen Nussknackers versehen sind.

Besondere Eigentümlichkeiten weist die Zahnbasis auf, welche schon äusserlich eine derbe vertikale Furchung erkennen lässt.



Fig. 4.

Varanus niloticus L.

Horizontalschliff durch die Basis eines der hinteren stumpfen Zähne. Pulpahöhle und deren Verzweigungen schwarz getuscht.

Vergr. 8 : 1. Uebersichtsbild.

Dieser äusserlichen Furchung entspricht, wie der in Figuren 4 und 5 abgebildete Horizontalschliff zeigt, eine sehr verwickelte Faltung des Dentines von der Pulpahöhle aus, welche durch diese Faltung viele radial angeordnete Ausbuchtungen erhält. Diese Ausbuchtungen hinwiederum können sich weiter verzweigen. Es entsteht so ein Querschnittsbild, welches an Komplikation demjenigen eines einfacheren Labyrinthodontenzahnes nicht viel nachsteht (siehe Fig. 4 und 5). Auch bei den letzteren ist übrigens die Faltung des Dentines auf die basale Zahnpartie beschränkt. Wie mir Professor Broili freundlichst mitteilte, zeigt auch die Faltung des Dentines an den Zähnen der *Champsosauridae* (einer aus der obern Kreide und dem untern Eocaen beschriebenen, ausgestorbenen Reptilfamilie, welche zu den Rhynchocephalen gerechnet wird) ein sehr ähnliches Bild.

Alle diese « labyrinthodonten » Zähne, ob sie nun bei Fischen (z. B. *Holoptychius*, *Saurichthys*), bei Amphibien (stereospondyle Stegocephalen *sive* Labyrinthodontidae) oder Reptilien (*Champso-*

sauridae, Ichthyosaurier, manche *Varanusarten*) vorkommen, scheinen mir nun in folgenden Zügen übereinzustimmen:

1. Die Faltung findet sich hauptsächlich oder ausschliesslich an der Zahnbasis.
2. Der Zahn ist in der Regel mit der knöchernen Unterlage fest verwachsen (Ausnahme: die lose in einer Knochenrinne steckenden Zähne der Ichthyosaurier).
3. Der basale Zahnteil ist im Verhältnis zum übrigen Zahn sehr gross.

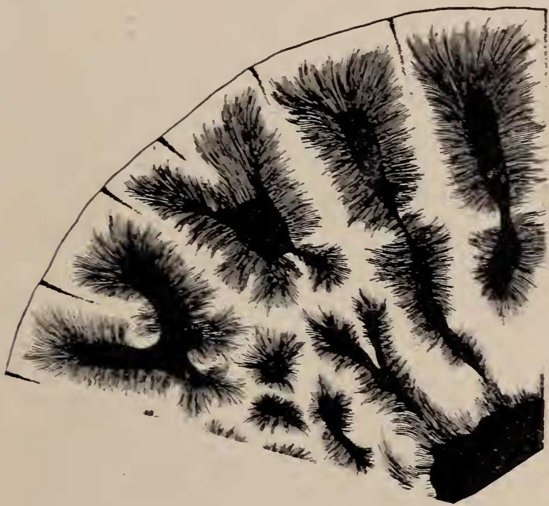


FIG. 5.

Varanus niloticus L.

Partie aus dem in Figur 4 abgebildeten Schliff bei stärkerer Vergrösserung.

Es erscheint mir nun nicht unwahrscheinlich, dass die Bildung von Plicidentin, die Ausbildung der labyrinthodonten Struktur, funktionell folgendermassen bedingt ist:

Die Art der Beanspruchung erforderte eine sehr solide Befestigungsweise des Zahnes. Diese wurde erreicht durch eine Vergrösserung der Haftfläche und damit des basalen Zahnteiles. Für die so vergrösserte Zahnpartie war eine massive Anlage nicht mehr

erforderlich. Die Verzweigung der Pulpahöhle, die Faltung des Dentines dürfen wir also mit einer Einsparung von Baumaterial in Zusammenhang bringen, und dies um so eher, als im ganzen Tier- und Pflanzenreiche die Beispiele für eine solche Oekonomie in der Ausbildung der Stützgewebe, eine Beschränkung auf das funktionell Notwendige, überaus zahlreich sind. Bei der Ausbildung von Trabeculardentin scheint dasselbe Ergebnis, die Einsparung von Baumaterial, auf andere Weise erreicht zu werden.

Zum Fall von *Varanus niloticus* ist noch Folgendes zu bemerken: Die pleurodonte Befestigungsweise, welche den Varaniden von

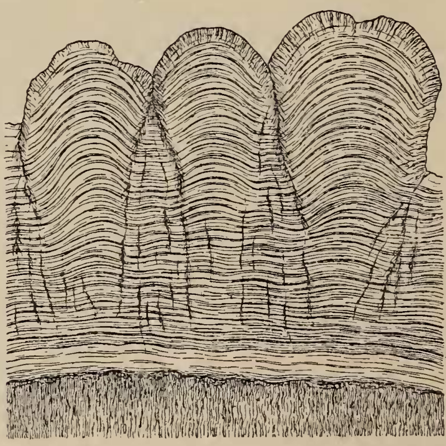


Fig. 6.

Varanus niloticus L.

Schliff durch einen Zahn bei stärkerer Vergrösserung.

Haus aus eigen ist, erscheint überaus ungünstig für die Art der Beanspruchung, wie sie bei dem Schalenknackgebiss von *Varanus niloticus* auftritt. Es scheint mir wahrscheinlich, dass die ungünstige schräge Lage der Befestigungsfläche des Zahnes am Kiefer durch eine sehr grosse Ausdehnung dieser Fläche compensiert werden musste, worauf dann diese Vergrösserung der Zahnbasis die Ver-

zweigung der Pulpahöhle, und damit den labyrinthodonten Bau, nach sich zog.

Wie allmählig erst in der Ontogenese des einzelnen Zahnes die labyrinthodonte Komplikation sich herausbildet, zeigt Figur 3, ein Horizontalschliff nahe der Basis durch einen Ersatzzahn, der etwa die Hälfte seiner Länge erreicht hat. Aus demselben ist die Bildung der radialen Dentinlamellen ersichtlich. An einigen Stellen entspricht je einer solchen Lamelle äusserlich eine Einziehung.

An der Basis der seitlich komprimierten, spitz kegelförmigen Zähne von *Varanus salvator* treten nur wenige, verhältnismässig einfache Dentinfalten auf.

Zum Schluss des Abschnittes über die Zähne von *Varanus niloticus* sei noch eine Bemerkung palaeontologischer Natur vorgebracht: Der Uebergang vom spitzen Kegelzahn zum stumpfen, cylindrischen Zahne bei *Varanus niloticus*, zum eigentlichen Pflasterzahn bei *Dracaena guianensis*, welcher Uebergang sich postembryonal im Leben des einzelnen Individuums vollzieht, ist insofern ein besonders bemerkenswerter Fall von Altersdifferenz bei Zähnen, als es sich nicht nur um eine Formveränderung durch Abnützung, sondern hauptsächlich um veränderte Anlage der spätern Ersatzzähne handelt. Es wird dadurch illustriert, wie sehr verschiedene Zähne unter Umständen von ein und derselben Reptilart fossil erhalten werden können.

II.

DIE POSTEMBRYONALEN FORMVERÄNDERUNGEN DER SCHÄDELKNOCHEN *VON VARANUS NILOTICUS*.

Es ist überaus wahrscheinlich, wo nicht als sicher anzunehmen, dass die im Folgenden zu beschreibenden Veränderungen der Schädelknochen bei *Varanus niloticus* in strikter Correlation zur Ausbildung des stumpfhöckerigen Schalenknackgebisses stehen, ja dass sie als eine direkte Folge dieser Gebisspezialisation aufzufassen sind. Diese Veränderungen sind schon von Lönnberg (1903-04, Seite 70 u.f.) beschrieben worden. Ich konnte seine Angaben an mehreren Schädeln von *Varanus niloticus* aus der Münchner Staatssammlung bestätigen, von denen jedoch keiner die für diese Art

geradezu riesigen Dimensionen des von LÖNNBERG beschriebenen Exemplares aufwies. Wie schon von diesem Untersucher hervorgehoben wurde, unterscheiden sich alte Schädel von *Varanus niloticus* einerseits, Schädel von jungen Tieren derselben Species, sowie ausgewachsene Schädel anderer *Varanus*-Arten mit spitzigen Kegelzähnen, insbesondere von *Varanus salvator* Laur. anderseits hauptsächlich durch folgende Züge von einander:

1. Der Unterkiefer am jugendlichen *Varanus niloticus*-Schädel ist (siehe Textfig. 1), wie auch bei *Varanus salvator*, schlanker gebaut. Die dorsale Kante des Dentale ist nur schwach konkav. Der alte *Varanus-niloticus*-Unterkiefer dagegen ist viel massiver; das Dentale stärker gekrümmt. Insbesondere sind der Coronoidfortsatz und der Gelenkteil nicht nur absolut, sondern auch relativ stärker geworden. Die Gelenkfläche hat in querer (ektal-entaler) Richtung eine Verbreiterung erfahren.

2. Das Parietale reicht am jungen *V. niloticus*-Schädel und bei *V. salvator* verhältnismässig weniger weit caudalwärts. Seine obere dorsale Fläche ist bis zu der Stelle, wo die hinteren Fortsätze abgehen, völlig eben. Durch diese ebene Fläche werden die Ursprungsflächen des *M. temporalis* jeder Schädelhälfte von einander getrennt. Beim alten Nil-Varan dagegen reicht der Ursprung der Mm. temporales im hinteren Teil des Parietale längs einer Crista bis an die Medianlinie, und das Parietale erstreckt sich weiter caudalwärts.

3. Die beiderseitigen Pterygoide sind beim jungen Nil-Varan und bei *V. salvator* durch einen weiten Zwischenraum getrennt. Dagegen sind sie ventralwärts nur wenig ausgebogen, beschreiben also einen nach unten nur wenig konvexen, flachen Bogen. Im Zusammenhang damit ist der Processus basipterygoideus jederseits, mit welchem das Pterygoid der entsprechenden Seite artikuliert, und so einen Stützpunkt findet, mehr lateral als ventralwärts gerichtet. An dem Schädel von 27 mm Basislänge, von welchem der zugehörige Unterkiefer (Textfig. 1) abgebildet wurde, sind die Basipterygoidfortsätze nahezu frontal gestellt. Am alten *V. niloticus*-Schädel dagegen ist der Zwischenraum zwischen den beiden Pterygoiden verhältnismässig viel kleiner. Die Basipterygoidfortsätze sind mehr nach abwärts, als lateralwärts gerichtet, und dementsprechend beschreiben die mit ihnen verbundenen Pterygoide eine sehr ausgesprochene Krümmung, deren Konvexität

ventralwärts gerichtet ist. Hand in Hand damit geht eine Aenderung in der Stellung jenes spezifischen Reptilienknochens, des *Os transversum* jederseits, welches das Pterygoid mit dem Maxillare verbindet. Bei jungen Nilvaranen verlaufen die beiden Transversa, wie auch bei *Varanus salvator*, in caudaler Richtung leicht divergierend, während bei älteren Nilvaranen diese Knochen parallel verlaufen und schliesslich entschieden caudalwärts konvergieren.

4. Die beiden Frontalia werden gedrungener. Zur Veranschaulichung dieser Formveränderung mögen einige wenige Längen-Breiten-Indices von Frontalia dienen. Diese rohen Vergleichswerte wurden in der Weise gewonnen, dass die Länge der Frontalia in der mit hundert multiplizierten Breite beider Frontalia zusammen (gemessen an einer bestimmten Stelle) dividiert wurde. Die Breite wurde nicht da gemessen, wo sie am grössten ist, an der Naht mit dem Parietal, da die Variation der spitz-ausgezogenen, posterolateralen Fortsätze für die Gesamtform des Knochens von geringerer Bedeutung ist, sondern etwas vor dem vordern Ende der Postfrontalia. Der so gewonnene Längen-Breiten-Index der Frontalia beträgt bei:

Varanus niloticus (Schädellänge 22 mm) $\frac{3.100}{9} = 33,3$;

Varanus salvator (Schädellänge 116 mm) $\frac{15.100}{34} = 44$;

Varanus niloticus (Schädellänge ca. 73 mm) $\frac{10,5.100}{20} = 52,5$;

Varanus niloticus (Schädellänge ca. 112 mm) $\frac{19.100}{28} = 67,8$.

Es scheint, dass an der Veränderung der Schädelform, die hauptsächlich in einem Gedrungenerwerden besteht, mehr oder weniger alle Knochen beteiligt sind. Lönnberg (1903-04) hat das Verhalten von einigen weiteren Schädelknochen beschrieben [1]. Es würde jedoch zu weit führen, weiter darauf einzugehen. Nur auf die relativ stärkere Ausbildung des *Os jugale* bei älteren Nilvaranen gegenüber jungen Schädeln derselben Species und erwachsenen Schädeln anderer *Varanus*-Arten sei noch kurz hingewiesen. Es

[1] Was hiervon speziell die Formveränderung der Praemaxillaria anlangt, so scheint dieselbe erst bei sehr alten Schädeln hervorzutreten. An den mir vorliegenden Schädeln waren noch keine grössern Unterschiede erkennbar; ebensowenig Aenderungen in der Stellung des Epipterygoides auf dem Pterygoide.

ist nicht ausgeschlossen, dass die knöcherne Verbindung vom Jugale zum Postfrontale, welche die heutigen Varaniden nicht mehr besitzen, bei *Varanus niloticus* wieder im Werden begriffen ist.

III.

DAS GEBISS VON *DRACAENA GUIANENSIS* DAUD.

Es wurde gleich anfangs erwähnt, dass schon R. Owen in der *Odontographie* dem Gebiss von *Dracaena* besondere Beachtung geschenkt hat. Später wird auch von Boulenger (1885, S. 337), die Form der hintern Zähne besonders erwähnt. Hagmann (1910) stellte durch Untersuchung des Mageninhaltes fest, dass sich

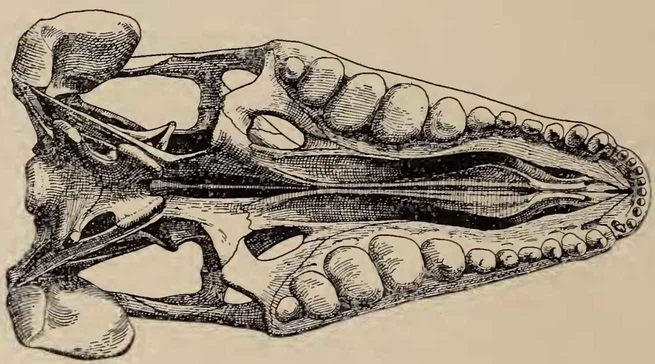


Fig. 7.
Dracaena guianensis Daud.
Schädel, Ventralansicht (Nat. Grösse).

Dracaena guianensis hauptsächlich von mit kräftigen Gehäusen versehenen Schnecken nährt. (Nach Hagmann sollen es Paludiniden sein, da aber solche aus dem betreffenden Gebiet nicht bekannt sind, wie mir Herr Beneficiat Weber (München) freundlichst mitteilte, so dürfte es sich wohl eher um Ampullarien handeln. Durch die Feststellung Hagmann's wird eine ältere, unzutreffende Angabe richtig gestellt. E. A. Goeldi (1897, S. 650) konnte im Zoologischen Garten des Museums zu Para eine *Dracaena*, die lange alles Futter verschmäht hatte, mit zerhackten Fischen füttern und schloss

daraus, dass sich das Tier auch in Freiheit von Fischen nähre. Demgegenüber ist, wie gesagt, durch HAGMANN festgelegt, dass die Hauptnahrung von *Dracaena* aus dickschaligen Schnecken besteht. Die im Zusammenhang mit dieser Ernährungsweise stehende Umbildung des ursprünglich spitzzahnigen Reptilgebisses zu eigentlichen Pflasterzähnen ist hier offenbar entschieden noch weiter gediehen, als bei *Varanus niloticus* L., zu welchem *Dracaena* offensichtlich einen reinen Konvergenzfall bildet [1]. Da mir von *Dracaena guianensis* nur ein einziger, allerdings vorzüglich präparierter Schädel zu Gebote stand (von L. MÜLLER-MAINZ im untern Ama-

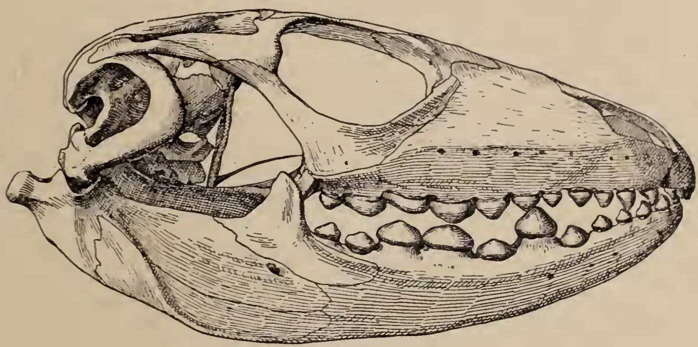


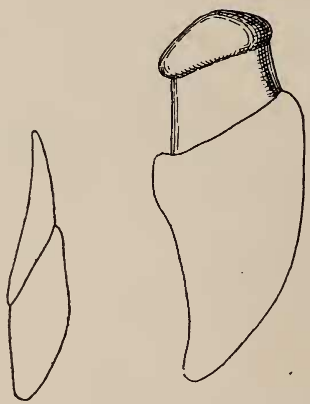
FIG. 8.
Dracaena guianensis Daud.
Schädel, Lateralansicht (Nat. Grösse).

zonasgebiet gesammelt), so war es mir hier nicht, wie bei *Varanus niloticus*, möglich, die Zahnstruktur auf Schliffen mikroskopisch zu untersuchen. Dagegen schien es mir angezeigt, durch die beiden Abbildungen [2] (Fig. 7 und Fig. 8) besser als durch eine lange Beschreibung zu zeigen, wie sehr sich *Dracaena guianensis* von der Gebissnorm ihrer Familie, derjenigen der Tejiden, entfernt hat.

[1] Inzwischen hat auch L. DŒDERLEIN (1921) in einer an neuen Gesichtspunkten reichen Arbeit über das Gebiss der Wirbeltiere in der Münchner Sammlung denselben Schädel von *Dracaena* untersucht und abgebildet, der Fig. 7 und 8 der vorliegenden Arbeit bildlich wiedergegeben ist.

[2] Für die naturgetreue, klare Ausführung der Zeichnungen bin ich dem leider inzwischen verstorbenen Universitätszeichner A. BIRKMAIER sehr zu Dank verpflichtet.

Besonderes Interesse bietet die Befestigungsweise der Zähne an den Kiefern. Während diese bei *Varanus niloticus* L. zeitlebens pleurodont bleibt (wobei wahrscheinlich, wie oben ausgeführt, die ungünstige schiefe Lage der Befestigungsfläche eine grosse Ausdehnung derselben notwendig macht), so ist bei der ausgewachsenen *Dracaena* (wenigstens an dem mir vorliegenden Münchner Exemplar, in weniger ausgesprochenem Masse auch bei *Tupinambis teguixin* L. sp.) die ursprüngliche Pleurodontie des Tejidengebisses verwischt. Der Zahn sitzt nicht mehr an der innern Seite des Kiefers, sondern auf demselben. Dadurch jedoch, dass Aussen- und Innenseite des Zahnsockels verschieden hoch sind, bildet der vorliegende Fall einen Uebergang von Pleurodontie zu Akrodontie, wie es auch Boulenger (1885, S. 337) ähnlich bezeichnet. Vergleiche hierzu das Schema (Fig. 9).



a *b*

Fig. 9.

Schemata zur Befestigungsweise der Zähne:
Fig. 9*a*. Rein pleurodonte Befestigungsweise.
Fig. 9*b*. Verwischte Pleurodontie.

Die jüngern Stadien von *Dracaena*, welche mir bei der Seltenheit des Materials nicht aus eigener Anschauung bekannt sind, dürften jedenfalls noch rein pleurodont gewesen sein. Den Anstoss zur Veränderung gab jedenfalls auch hier der Umstand, dass eine rein pleurodonte Befestigungsweise für die stärkere funktionelle Beanspruchung des Schalenknackgebisses nicht mehr genügte.

Es darf jedenfalls auch mit der stärkeren Knochenbildung an der lingualen Seite des Kieferrandes in Zusammenhang gebracht werden, dass bei *Dracaena* die Ersatzzähne in Höhlungen des Knochens entstehen (welche Eigentümlichkeit sich auch bei dem später zu nennenden *Placodus* findet). Vielleicht ist es berechtigt, die Sache so auszudrücken: Die Ersatzzähne haben die ursprüngliche pleurodonte Lage beibehalten; der Knochen ist darum herum gewachsen. Doch können hier natürlich nur Untersuchungen an grösserem Material sicheren Aufschluss geben.

Bei *Dracaena guianensis* ist die Einrichtung des Schalenknackgebisses gegenüber *Varanus niloticus* noch vollkommener ausgebildet. Wenn wir uns auch hier nach damit zusammenhängenden Aenderungen im Bau des Schädels umsehen — wobei es mir leider nicht möglich war, weitere, namentlich jüngere Schädel derselben Species zu vergleichen — so wäre man versucht, bei einem Vergleiche nur mit *Varanusschädeln* die Stellung der Pterygoide und der Transversa, die kräftige Ausbildung der Verbindung in Jugale Postfrontale (Postorbitale), die massive Ausgestaltung des vordern Schädelteiles, die Verbreiterung und weit gediehene Fixierung des Quadratums und die innige Verbindung der dem Unterkiefer zusammensetzenden Knochen untereinander — alle diese Charaktere mit der genannten Ausbildung des Gebisses in Zusammenhang zu bringen. Wenn wir uns aber andere Schädel aus der Familie der Tejiden, zu welchen *Dracaena* gehört, daraufhin ansehen, so finden wir, dass auch sie, und von ferner stehenden Formen z.B. auch die Iguaniden, alle diese Charaktere auch besitzen, obwohl sie daneben ein mehr oder weniger homodontes [1], nur auf Zuschnappen eingerichtetes Gebiss aufweisen. Um sicher zu ermitteln, welche Züge im Bau des Schädels von *Dracaena* mit der eigenartigen

[1] Der Ausdruck «homodont» ist hier vielleicht, buchstäblich genommen, überhaupt nicht mehr am Platze; denn Abweichungen der Zähne nach Grösse und Form sind häufig. Es können im selben Gebiss einfache Kegelzähne und Zähne mit Nebenspitzen vorkommen. Bei *Tupinambis nigropunctatus* Spix sind die Zähne des Praemaxillare dreispitzig, meisselförmig, indem die drei Spitzen gleiche Höhe besitzen. Die einfachen Kegelzähne des Maxillare sind so angeordnet, dass sich die grössten Zähne etwa senkrecht unter dem vordern Ende der Orbita befinden. Von da an nimmt die Zahngrösse nach vorn und hinten gleichmässig ab. Im vordersten Teil des Maxillare findet nochmals ein solches, allerdings weniger bedeutendes Anschwellen und Abnehmen der Zahngrösse statt. An einem Schädel von *Ameiva ameiva* (L.) (*Ameiva vulgaris* Lichtenst.) von 42 mm Basislänge waren umgekehrt die Praemaxillarzähne einfach kegelförmig, während die Maxillarzähne kleine Nebenspitzen aufwiesen.

Ausbildung des Gebisses direkt zusammenhängen, wäre es, zumal bei der Bedeutung, welche hier dem verschiedenen Alter der Schädel zukommt, unbedingt erforderlich, ein grösseres Material zu untersuchen. Was die Form der Zähne anlangt, so scheint *Tupinambis teguixin* L. sp. etwa in der Mitte zu stehen zwischen einem homodonten Gebiss aus spitzen Kegelzähnen und dem Zustande bei *Dracaena.*

Zum Unterschiede von den meisten Säugetiergebissen dürfte die Funktion des Gebisses von *Dracaena* in einem blossen Zerknacken, nicht in einem eigentlichen Kauakte, bestehen. Nach der Form des Quadrato-Artikular-Gelenkes erscheint eine Verschiebung des Unterkiefers nach vorwärts oder rückwärts völlig ausgeschlossen. Allerhöchstens könnte eine sehr beschränkte Bewegung in ektal-entaler Richtung möglich sein; doch erscheint auch diese sehr unwahrscheinlich. Natürlich müsste erst genauer, als es an einem einzigen Trockenskelett möglich war, untersucht werden, wie weit das Quadratum wirklich fixiert ist, und sodann ist zur Beurteilung der ganzen Frage eine Untersuchung der Kaumuskulatur in erster Linie unumgänglich notwendig. Erst dann wäre es auch möglich, das heterodonte Gebiss des Sauriers *Dracaena*, der keinen untern Jochbogen besitzt, mit der von Bluntschli (1911) in einleuchtender Weise begründeten Anschauung in Einklang zu bringen, dass bei allen recenten Reptilien das Nichtbestehen von Mahlzähnen verständlich ist, weil die Vorbedingungen für jenen Wirkungskomplex nicht erfüllt sind, der in der mechanischen Relation zwischen einem untern, von hinten und etwas seitlich in den zahntragenden Kieferteil des Schädels sich festsetzenden Jochbogen und den hintern Elementen der Oberkieferzahnreihe festgestellt wird. Soviel lässt sich indessen jetzt schon sagen, dass die hintern Zähne von *Dracaena*, so molariform sie auch aussehen, und obwohl sie nicht mehr zwischen einander greifen, sondern obwohl obere und untere Zähne im hintern Teile des Gebisses einander direkt opponiert sind, doch keine triturierenden Mahlzähne sein dürften, sondern Pflasterzähne eines Knackgebisses.

Was den sonst bei Sauriern recht häufigen Zahnwechsel anbelangt, so würde ein solcher offenbar recht beeinträchtigend wirken. Es ist anzunehmen, dass mit der relativen Grösse der Zähne und damit der funktionellen Bedeutung des Einzelzahnes beim Gebiss

von *Dracaena* sich die Zahl der Zahngenerationen gegenüber homodonten Sauriern vermindert hat.

IV.

DAS GEBISS VON *PLACODUS*.

Zum Schluss sei noch auf einen weitern Fall hingewiesen, in welchem, wie schon seit langem erkannt worden ist, ein ähnliches muschelknackendes Gebiss in vollendeter Ausbildung erscheint, nämlich auf die ausgestorbene, in der europäischen Trias vorkommende Reptilienfamilie der *Placodontidae*. (Vergl. die Abbildungen z. B. bei Broili, in Zittels *Grundzüge der Palaeontologie*, II. Abteilung, 3. Aufl., S. 239, München, 1911 — oder bei Stromer, *Lehrbuch der Palaeozoologie*, II, S. 103, Leipzig, 1912, sowie die dort genannten Originalabhandlungen.) Die bei allen derartigen Gebissformen sich einstellende Verkürzung der Kiefer ist hier recht weit gediehen; ebenso die Konsolidierung der Schädelknochen. Entsprechend der Wirkungsweise eines einarmigen Hebels stehen die grössten Zähne am weitesten nach hinten. Nur aus der speziellen Funktion wird die Stellung der Zähne verständlich. Während nämlich die grossen hinteren Zähne der Gaumenplatte mit ihrem Innenrande der Medianebene des Körpers recht nahe kommen, sind die entsprechenden Unterkieferzähne durch einen viel weiteren lateralen Abstand von der Medianlinie und damit von einander getrennt. Bei geschlossenen Kiefern trifft also ein grosser Teil der hintersten Gaumenzahnplatte jederseits nicht auf einen Antagonisten im Unterkiefer, sondern ragt frei in die Mundhöhle. Gerade dieser Teil aber gelangt vornehmlich zur Wirkung, wenn zwischen Ober- und Unterkiefer eine Schnecke oder eine Muschel eingeschoben ist, die zerknackt werden soll.

Abel (1912) rechnet in seiner vortrefflichen *Palaeobiologie* (S. 486 u. f.) das Placodusgebiss zu den Mahl- und Reibgebissen der durophagen Wirbeltiere. Aus dem eben genannten Grunde kann ich diese Ansicht nicht teilen. Vielmehr dürfte auch hier ein nach Art eines Nussknackers — diese Bild wurde von Lönnberg für *Varanus niloticus* vergleichsweise angewendet — wirkendes Schalenknackergebiss vorliegen. Erst eine genaue Untersuchung

der Kaumuskulatur und der Verhältnisse des Kiefergelenkes bei gleichartigen recenten Gebissen würde mit Sicherheit ergeben, wie weit eine mahlende, reibende Bewegung ausgeschlossen werden kann; doch lässt sich jetzt schon sagen, dass eine solche in den genannten Fällen sehr unwahrscheinlich ist.

Bisher kannte man von den ausgestorbenen *Placodontia* nur sehr wenig; selbst die systematische Stellung liess sich bisher nicht mit Sicherheit angeben. Die Bearbeitung eines glücklichen Fundes der neuesten Zeit durch F. Drevermann wird hierüber Klarheit schaffen. So wenig wir aber auch zurzeit von *Placodus* wissen, so scheint es mir kein zu gewagter Analogieschluss, wenn wir annehmen, dass die breiten Pflasterzähne von *Placodus* aus den spitzen Kegelzähnen des ursprünglichen Reptilgebisses in ähnlicher Weise hervorgegangen sein mögen, wie wir es heute noch in der postembryonalen Entwicklung der schalenknackenden *Dracaena guianensis* verfolgen können.

Es würde über den Rahmen dieser kleinen Untersuchung hinausgehen, wenn ich noch weitere Schalenknackergebisse bei Wirbeltieren, d. h. spezialisierte Gebissformen, die wir im Zusammenhange mit einer Ernährung hauptsächlich durch hartschalige Mollusken finden, eingehender erörtern wollte; doch seien wenigstens erwähnt die Gebisse mancher Rochen, und sodann von Säugetieren, Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus* Owen) und Walross (*Odobenus rosmarus*).

ANHANG.

Ueber die Entstehung der Zahnformen.

Es gibt wohl kaum ein Organsystem, das nicht der vergleichend-anatomischen und ökologischen Betrachtung eine ganze Reihe von oft bis zu wahrem Raffinement gediehenen Anpassungen an besondere Lebensverhältnisse darzubieten hätte. Wenn diese Anpassungen insbesondere am Gebiss der Wirbeltiere schon seit sehr langer Zeit dem Naturforscher als besonders eindrucksvoll imponierten, so mag das daran liegen, dass es sich hauptsächlich um ohne weiteres makroskopisch leicht feststellbare Verhältnisse handelt, und sodann, weil das Gebiss zu den am allerbesten fossil erhaltungsfähigen Gebilden gehört und damit zu den jetzt lebenden Wirbel-

tieren das gewaltige Heer der ausgestorbenen Formen hinzukommt und uns die Geschichte der Gebisspezialisierung direkt historisch verfolgen lässt. Die mannigfachen Differenzierungen des Gebisses im Zusammenhang mit besonderen Verhältnissen sind von den Morphologen hauptsächlich seit GEGENBAUR, und sodann namentlich von den Palaeontologen eingehend verfolgt worden. Darüber, wie diese Vorgänge sich abspielten, hat man sich früher nicht weiter den Kopf zerbrochen; es waren eben « funktionelle Anpassungen » und damit gut. Da setzte mit August WEISMANN jene gewaltige Strömung ein, welche mit der Scheidung von Soma und Keimplasma in geradezu dogmatischer Weise schon die Möglichkeit einer Vererbung von Reizwirkungen verneinte. Eine ganze Menge von Erscheinungen, die früher unbesehen als Beweise einer sog. Vererbung erworbener Eigenschaften hingenommen worden waren, schieden vor der Präzision der WEISMANN'schen Anschauung ohne weiteres aus. Die Ergebnisse der modernen Vererbungsforschung sind, abgesehen von vereinzelten Experimenten (Frl. von CHAUVIN, SEMON, KAMMERER) nicht gerade ermutigend zur Annahme einer Vererbung von Reizwirkungen, welche wir notwendigerweise postulieren müssten, sobald wir der funktionellen Anpassung eine über das Individuum hinausreichende Bedeutung zuerkennen wollten [1]. Es war eine unausbleibliche Konsequenz der geschilderten geistigen Zeitströmungen, dass man sich nicht mehr dabei beruhigen konnte, die Differenzierungen des Zahnsystems ohne weiteres als funktionelle Anpassungen hinzunehmen. Man musste sich sagen, dass selbst für den eifrigen Verfechter der Annahme einer Vererbung von Reizwirkungen gerade die Anpassungen des Zahnsystems zu den am schwierigsten zu verteidigenden Positionen gehört, deswegen weil ja der Zahn, wenn er in Funktion tritt, von einem formunveränderlichen, starren, toten Panzer bedeckt ist, nämlich der Schmelzschicht [2], und somit während der Funktionsperiode seine Form

[1] Zu den negativen Ergebnissen ist allerdings zu bemerken, dass die Fragestellungen oft zu wünschen übrig liessen, dass meist Merkmale untersucht wurden, die zwar biometrisch präzis erfassbar waren, dabei aber von untergeordneter und nicht klar erfassbarer biologischer Bedeutung für das Tier, und dass drittens von viel zu kurzen Versuchszeiten Resultate erwartet wurden. Hauptsächlich aus diesen drei Gründen kann dem negativen Ausfall von Experimenten keine allzugrosse Bedeutung beigelegt werden.

[2] Der Einfachheit halber sei hier ganz abgesehen von schmelzlosen Zähnen, sowie von sog. wurzellosen Zähnen mit permanentem Wachstum, für welche dieser Einwand wegfällt.

nur durch Abnutzung ändern kann. Dieser Gedanke findet sich z. B. in E. STROMER's *Lehrbuch der Palaeozoologie*, II. Bd., S. 303, ausgesprochen.

Auch O. AICHEL (1915) kommt darauf zu sprechen in der Arbeit: *Das Problem der Entstehung der Zahnform.* Abgesehen von der Erwähnung dieses allgemeinen Gedankenganges braucht aber deswegen nicht auf jene Arbeit eingegangen zu werden, weil das von AICHEL zu Spekulationen über die Entstehung der Zahnform verwendete Tatsachenmaterial nicht stimmt. Was er an den Flossenstacheln der Welsgattung *Doras* für echte Zähne hielt, sind nur Knochenzäckchen. (Vergl. PEYER, 1922.)

Eine funktionelle Anpassung der Zahnform soll also deswegen von vorneherein ausgeschlossen sein, weil der Zahn, einmal gebildet, abgesehen von den Veränderungen durch Abnutzung, seine Form nicht mehr ändern kann. Meines Erachtens darf aber trotzdem der Ausdruck funktionelle Anpassung der Zahnform verwendet werden, wenn man folgende Möglichkeit in Betracht zieht:

Durch den starren, leblosen Panzer des Schmelzes hindurch werden infolge der Beanspruchung des Zahnes dem lebenden Gewebe Reize übermittelt (Reize dieser Art mögen z. B. in seltenen Fällen bei einem Schadhaftwerden der äussern Hülle die Bildung von irregulärem Dentin veranlassen). Aendert sich die Ernährungsweise, so wird die Beanspruchung der Zähne eine andere, und es werden entsprechend veränderte Reize übermittelt. Ist es da nicht wenigstens denkbar, dass diese veränderten Reize, wenn sie in genügender Intensität und genügend lange auf den Organismus wirken, ihn veranlassen, die nächstfolgende Zahngeneration etwas anders anzulegen, als die vorhergehenden Generationen. Auszuschliessen ist diese Möglichkeit nicht; weitgehende Anpassung der Zahnform an die Ernährungsweise kommt, im Zusammenhang mit dem Bau der Mundknochen und oft die ganze Architektur des Kopfes beeinflussend, in allgemeiner Verbreitung vor. Eine Erklärung der Zahnform aus den Kräften, die auf den in Bildung begriffenen Zahn wirken, ist wohl sicher auszuschliessen (siehe Seite ..). Der Fall von *Varanus* und von *Dracaena* ist deswegen zur Diskutierung dieser Möglichkeit geeignet, weil sich bei *Varanus* der Uebergang vom spitzen Kegelzahn zum halbkugeligen Pflasterzahn während des Lebens eines einzigen Individuums wohl ohne scharfen Sprung in einer ganzen Reihe von Zahngenerationen all-

mählig herausbildet. Suchen wir an diesem Fall uns eine Antwort zu gewinnen auf die Frage: Wie können wir uns die bei *Varanus niloticus* von einer Zahngeneration zur andern sich abspielenden leichten Aenderungen der Zahnform entstanden denken? Die Verfolgung der hier sich bietenden Möglichkeiten kann von Bedeutung werden für die Diskussion der Veränderungen des Säugetiergebisses, wo eine nicht zu ihrer Funktion passende Form eines Zahnes des permanenten Gebisses erst in der folgenden Generation bei der Anlage des bleibenden Gebisses « korrigiert » werden kann. So lang dieser Weg auch ist, so ist er doch der einzige, der ein Festhalten am funktionellen Charakter der Zahnanpassungen gestattet. Ich hoffe durch die Betrachtungen an *Varanus* wahrscheinlich zu machen, dass die Veränderungen, welche sich hier während des individuellen Lebens von einer Zahngeneration zur andern abspielen, prinzipiell nicht verschieden sind und dass sie uns helfen, die Vorgänge bei Säugetieren besser zu verstehen.

Der heute lebende *Varanus niloticus* wird schon in seinem Erbgute die Fähigkeit besitzen, während seines Heranwachsens erst spitze Kegelzähne, dann immer stumpfere und schliesslich fast halbkugelige Zähne zu bilden. Die vorliegende Betrachtung geht nur darauf aus, zu zeigen, dass diese Wandlung der Zahnform durch die Nahrungsänderung bedingt ist, und dass dieser Veränderungsprozess höchst wahrscheinlich im Laufe von vielen Generationen hereditär fixiert wurde, dass also nicht etwa ohne Einwirkung der Aussenwelt und Gegenreaktion des Organismus auf einmal eine Mutation mit stumpfen Zähnen auftrat, die dazu gleichzeitig alle korrelativen Veränderungen im Schädelbau ebenfalls rein mutativ erhalten hätte.

Im Folgenden sollen erst die Schwierigkeiten beleuchtet werden, zu denen die Annahme einer Veränderung der Zahnform unabhängig von Einwirkung der Aussenwelt und Gegenwirkung des Organismus führen; sodann wird an Hand der Befunde von *Varanus* versucht, die Veränderung der Zahnform auf eine Vererbung von Reizwirkung zurückzuführen, und schliesslich werden diese Betrachtungen auf die schärfer zugespitzten, schwerer zu verstehenden Zustände bei Säugetieren und holometabolen Insekten ausgedehnt. Den Schluss bilden einige Bemerkungen über anzustrebende experimentelle Lösungen der Frage.

1. Wenn man die Vererbung von Reizwirkungen von vorneherein

ausschliesst, und alle die Veränderungen der Organismen, welche schliesslich zur Bildung neuer Arten führen, nur auf das Auftreten von an sich richtungslosen erblichen Variationen im Verein mit der Macht der Auslese, der Selektion, zurückführt, so erscheint diese Lösung auf jeden Fall ungemein elegant. Trotzdem geben sich speziell die Palaeontologen in der Regel damit nicht zufrieden. Es will ihnen nicht einleuchten, dass die ganzen Erscheinungen, welche, durch lange geologische Zeiträume hindurch verfolgbar, die Bedeutung der Aussenwelt, des Milieus, für den Organismus immer und immer wieder in so überaus scharfer Weise erkennen lassen, namentlich in den Konvergenzerscheinungen, in so einseitiger Weise enstanden sein sollen. Um nun zu zeigen, dass es nicht Bequemlichkeit und Beharren auf den liebgewordenen Arbeitshypothesen sind, welche die meisten Palaeontologen veranlassen, der Annahme einer Vererbung von Reizwirkungen den Vorzug zu geben, sei einmal der gegenteilige Standpunkt angenommen und dann an Beispielen verfolgt, zu welchen Schwierigkeiten dies führt.

Wir finden in der ganzen Wirbeltierreihe, dass Tiere, die ihre Nahrung unzerkleinert verschlingen, und deren Nahrung dabei im Verhältnis zum Verzehren so klein ist, dass die Zähne auch als Festhalter der Nahrung nicht mehr von Bedeutung sind, oder bei denen durch Ausbildung anderer Einrichtungen Zähne zum Festhalten der Nahrung nicht mehr erforderlich sein mögen[1], ein auffallendes Rudimentärwerden der Zähne erkennen lassen oder völlig zahnlos werden. Besonders zahlreiche Beispiele hierfür finden sich in derjenigen Gruppe von Säugetieren, die früher gerade deswegen als ein engerer Verwandtschaftskreis aufgefasst wurden, den Edentaten (*Pholidota*, *Tubulidentata*, *Xenarthra*) ein rudimentärer Zustand der Zähne z. B. bei *Orycteropus* und *Dasypus*, völliger Schwund der Bezahnung bei *Manis* und *Myrmecophaga*. Aber auch aus der übrigen Reihe der Wirbeltiere lassen sich zahlreiche Beispiele anführen, die alle unter diesen Gesichtspunkt fallen. Ich nehme nur für Reduktion des Gebisses den Marsupialier *Tarsipes*, für völlige Zahnlosigkeit *Echidna*, die Bartenwale, manche Fische. Soll man sich nun vorstellen, durch eine sprungweise Mutation

[1] Man braucht zum Beispiel bei den Vorfahren der Raubvögel, oder bei den bezahnten Vorfahren der heutigen Schildkröten das Zahnloswerden nicht unbedingt mit einer relativ geringen Grösse der Nahrung in Zusammenhang zu bringen.

sei die Bezahnung der Vorfahren der Schuppentiere und Ameisenbären, der *Echidna*, der Bartenwale zunächst funktionsunfähig gemacht, dann ganz zum Verschwinden gebracht worden, und die Tiere hätten sich nur, um nicht zu verhungern, wohl oder übel zu einer neuen Wahl der Nahrung bequemen müssen! Man denke sich den Bartenwalvorfahr, der, weil ihm die Zähne infolge von Sprungvariation auszufallen beginnen, rasch entschlossen und notgedrungen auch sprunghaft zur Planktonnahrung übergeht, wobei sich durch einen oder mehrere glückliche Zufälle gleichzeitig noch eine Anzahl anderer, davon unabhängiger sprungartiger Veränderungen dazu gesellen, wie die Bildung der Barten und die ganze Fülle der eigentümlichen Bauverhältnisse des Nasenrachenraumes, welche es erst ermöglichen, dass so gewaltige Tiere sich von so winziger Beute nähren und dabei noch fett werden. So ganz unbegründet dürfte denn die namentlich durch Semon vertretene Anschauung doch nicht sein, dass diese äusserst komplizierten Anpassungen sich nicht sprunghaft auf Grund von Sprungvariation, sondern ganz allmählig und in beständiger Beziehung (Correlation) zu einander auf der Grundlage kleiner, funktionell bedingter und durch unzählige Wiederholungen erblich werdende Veränderungen entwickelt haben.

Ein schönes Stück der Cetaceen-Stammesgeschichte ist durch reiche Funde gut urkundlich belegt. Wir können ziemlich schrittweise Umwandlungen verfolgen, welche wir unbedingt als Anpassungen an das Wasserleben auffassen müssen. Alle diese Organisationsänderungen sind ganz offenbar durch die veränderte Funktion bedingt; es sind funktionelle Anpassungen, wofern es überhaupt solche gibt. Auch das Zahnsystem ist stark verändert, ist für die veränderte Funktionsweise entsprechend umgemodelt worden. Hier aber wäre eine funktionelle Anpassung auszuschliessen, wenn dieser Begriff in der oben erwähnten engen Fassung verwendet wird. Die übrigen Organisationsänderungen sind nicht unabhängig von einander erfolgt, sondern sie bedingen einander gegenseitig. Auch die Zähne sind offenkundig in dieses System von Beziehungen eingeschlossen, wie ja dieses Abhängigkeitsverhältnis historisch gerade an den Zähnen zuerst erkannt worden ist. Bei den übrigen Organisationsverhältnissen eines Waltieres hindert uns nichts, sie als funktionelle Anpassungen ans Wasserleben aufzufassen, wohl aber bei der Aenderung der Zahnform bei zu

enger Fassung des Begriffes der funktionellen Anpassung; denn die Zahnform hätten wir uns dann entstanden zu denken durch Variation der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe, bei der funktionelle Einflüsse keine Rolle spielen (AICHEL, 1915). (Oder sollte hier und jedesmal, wenn ähnliche tiefgreifende Aenderungen des « Milieu » festzustellen sind, regelmässig als « am Beginn der phyletischen Entwicklung » eine Beeinflussung des Zahnkeimes — in diesem Falle handelt es sich nicht einmal um einen Kegelzahnkeim — von Seiten mechanischer Verhältnisse der Umgebung stattgefunden haben ? ?). Wir kämen so, wenn wir diese Auffassung auf das Beispiel der stammesgeschichtlichen Veränderungen des Cetaceen-Gebisses weiter anwenden, zu dem Schlusse, dass die Aenderung der Zahnform, welche ohne Einwirkung der Aussenwelt durch Variation der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe bewirkt sein soll, die primäre Aenderung sein müsste, welche alle übrigen Organisationsänderungen nach sich zieht, soweit sie hierzu in Correlation stehen; dass sie mithin nicht nur die Wahl der Nahrung bedingen, sondern auch das Tier veranlassen, auf Grund des Besitzes der durch Mutation entstandenen neuen Zahnform die entsprechenden Lebensbedingungen aufzusuchen. Diese Ueberlegung wäre noch weiter auszuspinnen (z. B. Uebergang der Säugetiervorfahren zum Landleben, Zahnloswerden der Vögel, u.s.w.); doch bleiben wir bei dem gewählten Beispiel. Für jeden weiteren Schritt, der vom Urwalgebiss etwa zu dem eines heutigen Zahnwales oder zum zahnlosen Zustande bei Bartenwalen führt, müssten wir aufs neue die genannten Variationen (Mutationen) allein verantwortlich machen, wobei die äussern Einflüsse lediglich hinsichtlich der veränderten Selektionsverhältnisse eine Rolle spielten.

2. Die eben geschilderten Schwierigkeiten rechtfertigen es, nach andern Lösungen zu suchen. Ich will dabei von den eingangs beschriebenen Fällen von *Dracaena guianensis* und *Varanus niloticus* ausgehen. Hier bildet sich im Verlauf der postembryonalen Entwicklung aus einem homodonten, spitzzahnigen Reptilgebiss ein Schalenknackgebiss aus in der Weise, dass von der langen Reihe der Ersatzzähne einer immer stumpfer angelegt wird, als der vorhergehende, wobei das Tier nachweislich zur Ernährung hauptsächlich durch hartschalige Mollusken übergegangen ist. In diesen Fällen fällt es wirklich schwer, eine ohne Einfluss der Aussenwelt

entstandene Mutation anzunehmen. Hier liegt es in der Tat nahe, einmal versuchsweise anders vorzugehen.

Dass bei dem Uebergang zum Schalenknacken die Funktion der Zähne verändert wird, ist Tatsache; ebenso dürfte es tatsächlich zu begründen sein, dass mit der veränderten Funktion der Zähne dem lebenden Organismus durch den toten Panzer des Schmelzes, welcher den einzelnen Zahn bedeckt, hindurch auch veränderte Reize übermittelt werden. Dagegen betreten wir den Boden der Hypothese, sobald wir annehmen, es sei möglich, dass diese veränderten Reize es seien, welche bewirkten, dass die Ersatzzähne immer stumpfer und stumpfer angelegt wurden. Man könnte sich auch denken, dass dieselben mechanischen Einwirkungen, welche den funktionierenden Zahn treffen, in der Tiefe auf die noch plastische Zahnanlage übertragen werden und sie gleichsam platt drückten. Ein solcher Fall ist bei *Varanus* und *Dracaena* schon infolge der geschützten Lage des Ersatzzahnes auszuschliessen; bei manchen andern Formen muss der Ersatzzahn, bevor er in Funktion tritt, erst eine Drehung durchmachen, z. B. bei vielen Selachiern, wahrscheinlich auch bei dem ausgestorbenen Ganoidfisch *Lepidotus maximus*. Wenn wir also bei *Varanus niloticus* und *Dracaena* die direkte mechanische Beeinflussung des Zahnkeimes durch die auf den funktionierenden Zahn wirkenden Kräfte ausschliessen und ihr überhaupt für die Differenzierung der Zahnformen im Lauf der Phylogenese höchstens eine ganz untergeordnete Bedeutung zugestehen können, so bleibt nur die Annahme, der Organismus habe die infolge der veränderten Gebissfunktion dauernd abgeänderten mechanischen Reizungen, welche ihm von den Zähnen her übermittelt werden, schliesslich durch eine veränderte Anlage der Ersatzzähne beantwortet. Dass es nicht allzu kühn ist, einmal versuchsweise eine solche Annahme zu machen, mag ein Hinweis auf andere komplizierte Reaktionsleistungen des Organismus zeigen.

Wir sehen also in den beiden oben geschilderten Fällen, von Gebisspezialisation, dass sehr wahrscheinlich äussere Einwirkungen (veränderte Nahrung und damit veränderte Gebissfunktion) einen direkten Einfluss auf die Gestaltung der Gebissform gewannen. So plausibel diese Einwirkung auch ist, so kompliziert der Weg derselben. Er führt vom funktionierenden Zahn in unendlich oft wiederholten Reizübermittlungen zum Centralnervensystem, wel-

ches dann seinerseits auf Grund von mnemischen Prozessen die Anlage des Ersatzzahnes beeinflusst, und dieser Vorgang kann sich, da es sich um ein polyphyodontes Gebiss handelt, im Leben des Individuums sehr oft wiederholen [1]. Würde sich nun nachweisen lassen, dass sich die Sache wirklich so verhält, so wäre damit eine Brücke geschlagen zum Verständnis von noch schwierigeren Fällen, nämlich der Differenzierungen des diphyodonten Säugetiergebisses.

Wenn wir die mnemische Betrachtungsweise Richard Semons auf dieses Problem anwenden, so werden wir in seiner Sprache sagen: Damit normalerweise das permanente Gebiss irgend einer Säugetierart, welches ja meist erst verhältnismässig spät im Lauf der Ontogenese auftritt, genau so gebildet wird, wie es der betreffenden Species zukommt, werden ererbte Engramme zur gegebenen Zeit wirksam; sie werden « phasogen ekphoriert ». Haben nun in den vorhergehenden Generationen infolge von geänderter Funktion des Gebisses veränderte Reize auf den Organismus eingewirkt, so ist es denkbar, dass es zu einer Vererbung dieser Reizwirkungen kam, sofern nur die betreffenden Reize lang und intensiv genug gewirkt hatten. Es liegt auf der Hand, dass wir uns solche Aenderungen ausserordentlich intensiv und langandauernd vorstellen müssen, bis sie im Kampf mit dem ererbten Engrammschatz den Sieg davontragen können.

3. Die im Vorhergehenden entwickelten Vorstellungen sind nun durchaus hypothetischer Natur, noch durchaus unbewiesen. Dass sie dabei ausserdem ziemlich kompliziert sein müssen, ergibt sich von selber, wenn man sich ein Bild zu machen versucht von der langen Kette von Vorgängen, welche ablaufen müssen, damit nur in irgendeinem Säugetiergebiss ein permanenter Zahn zur rechten Zeit und in der der Art zukommenden Form gebildet wird. Wenn es sich nun gar darum handelt, Abänderungen zu analysieren, so müssen die Vorstellungen notwendigerweise noch viel verwickelter werden.

Nun wäre es ein verdriessliches Unterfangen, nur Hypothesen zu machen ohne Aussicht, sie je an Tatsachen prüfen zu können. Wir haben aber hier die Möglichkeit der experimentellen Nach-

[1] Dass eine solche Reaktion ohne Einmischung des Centralnervensystems lediglich vom lebenden Gewebe in der Umgebung des Zahnes aus erfolgt, ist schon wegen der bestehenden Correlation zwischen einer Veränderung des Gebisses und andern Organisationsänderungen nicht wahrscheinlich.

prüfung. Dabei versteht sich allerdings von selber, dass nur von Experimenten, deren Bedingungen auf die Fragestellung hin eingerichtet werden, an einem günstigen Objekt und bei Versuchen, die sich über eine ganze Anzahl von Generationen erstrecken, überhaupt erst Ergebnisse zu erwarten sind. Selbst wenn es nicht gelingen sollte, eine Aenderung der Zahnform durch Aenderung der Funktion experimentell zu erzwingen, so dürfte ein Einfluss der Funktion auf die Formgestaltung daraufhin noch nicht ausgeschlossen werden, denn es ist klar, dass ein eventuelles negatives Ergebnis auch in der Unzulänglichkeit der Versuchsbedingungen namentlich hinsichtlich der zu Gebote stehenden Zeit, begründet sein kann. Würden sich aber positive Ergebnisse, womöglich solche am Säugetiergebiss, erzielen lassen, so wären solche deswegen von der grössten theoretischen Bedeutung, weil dann eine sogenannte Parallel-Induktion im Sinne von Detto sicher ausgeschaltet werden könnte, weil es sich dann zweifellos um eine somatische Induktion im Sinne desselben Autors handeln müsste.

Vergleichsweise sei hier kurz auf einen Fall hingewiesen, der bei der Frage nach der « Vererbung erworbener Eigenschaften » überhaupt in der Literatur eingehend erörtert worden ist (vgl. z. B. Semon, 1912, S. 113; Lang, 1914, S. 195 ff.; O. Hertwig, 1916), nämlich auf die Frage, wie Formänderungen im Exoskelett der Arthropoden, insbesondere im Chitinskelett bei Imagines holometaboler Insekten, welche Aenderungen hier vielfach zu ganz ausgesprochenen Anpassungsformen geführt haben, sich vollziehen. Zwar liegen die Verhältnisse hier wesentlich anders; an der Bildung des Schmelz besitzenden Zahnes sind zwei Gewebsarten beteiligt, von denen die eine, das Epithel, nach aussen vom späteren Zahne liegt und mit dessen In-Funktion-treten, abgesehen von Sonderfällen, verschwunden ist, während die mesodermale Bildungskomponente nach innen vom künftigen Zahne liegt und mehr oder weniger erhalten bleibt. Das Chitin dagegen wird von einem einheitlichen, nach innen vom künftigen Skeletteil gelegenen Bildungsgewebe erzeugt (welches in manchen Fällen durch Eintrocknen zu Grunde gehen kann). Verschieden sind auch die topographischen Beziehungen zwischen dem funktionierenden Chitinskeletteil beziehungsweise Zahn einerseits und dem Ersatzskeletteil beziehungsweise Ersatzzahn und deren Bildungsgewebe andererseits. Trotz dieser Verschiedenheiten lassen sich die Formveränderungen des

Arthropodenskelettes von Häutung zu Häutung einigermassen in Parallele setzen zu denjenigen von Zahngeneration zu Zahngeneration eines und desselben Individuums (etwa von *Dracaena* oder *Varanus*), Veränderungen in der Form des Chitinskelettes von Imago zu Imago lassen sich einigermassen vergleichen mit Formveränderungen, welche an einander entsprechenden Dentitionen bei von einander abstammenden Individuen auftreten, z. B. beim permanenten Gebiss der Säugetiere.

Der Vergleich scheint auf den ersten Blick sehr fern zu liegen; bei näherem Zusehen erweist sich seine Berechtigung. Bei den aufeinander folgenden Häutungen eines hemimetabolen Insektes sind die jeweils gebildeten Chitinpanzer nicht nur in der Grösse verschieden, sondern sie zeigen auch Formunterschiede; die Gestalt der adulten Form wird etappenweise erreicht. Man kann sich gut vorstellen, dass Einwirkungen während der Funktionsperiode eines Chitinpanzers das Individuum veranlassen konnten, die folgende Panzerhaut etwas anders anzulegen, als die vorangehende. *Mutatis mutandis* erinnert dies an die während vieler aufeinander folgender Zahngenerationen bei einem und demselben Individuum erfolgende Veränderung der Zahnform bei *Varanus niloticus*. Formveränderungen im Chitinskelett von holometabolen Insekten dagegen erinnern an Veränderungen der Zahnform im permanenten Gebiss der Säugetiere; denn wie bei diesem eine Ænderung der Zahnform im Sinne einer günstigeren Funktionsweise erst beim Nachkommen auftreten kann, so ist beim holometabolen Insekt nach der erfolgten Anlage des Chitinskelettes beim selben Individuum keine Anderung mehr möglich. Eine solche kann erst in der folgenden Generation nach Durchlaufung eines ganz andersartigen Larvenlebens am Ende des Puppenstadiums bei der Ausbildung des Imago-Skelettes erfolgen. In beiden Fällen liegt es nahe, zum Verständnis der Verhältnisse beim permanenten Gebiss der Säugetiere, wie beim Chitinskelett holometaboler Insekten die sicher stammesgeschichtlich älteren und dem Verständnis zugänglicheren Zustände, die Ænderungen der Zahnform von Zahngeneration zu Zahngeneration bei polyphyodonten Wirbeltier-Individuen und die Ænderungen in der Form des Chitinskelettes von Häutung zu Häutung bei hemimetabolen Insekten-Individuen heranzuziehen. Wir finden, um einen Fall herauszugreifen, zum Beispiel bei Käfern eine sehr

verschiedene Ausbildung der Mundwerkzeuge, jenachdem es sich um friedliche Pflanzenfresser oder aber um räuberische Tierfresser handelt. (Vergleiche hierzu die instruktive Abbildung des Oberkiefers vom Maikäfer und vom Sandlaufkäfer bei HESSE-DOFLEIN (1910), Bd I, p. 288, Abb. 178). Es ist wohl für diesen, wie für viele andere Fälle anzunehmen, dass sich die spezielle Ausgestaltung dieser Anpassung an die Ernährungsweise stammesgeschichtlich nicht schon während eines hypothetischen hemimetabolen Urzustandes herausbildete, sondern erst, nachdem der Zustand der Holometabolie schon erreicht war. Wenn es überhaupt eine funktionelle Anpassung giebt, so führt bei derartig spezialisierten Verhältnissen der Weg zu ihrem Verständnis wohl nur über die Analyse der Formveränderungen von Häutung zu Häutung bei einem und demselben hemimetabolen Insekten-Individuum. Wer an der Länge dieses Weges Anstoss nimmt, möge sich daran erinnern, dass auch andere Erklärungsversuche unter Ausschluss der Möglichkeit einer Vererbung von Reizwirkungen und unter Ablehnung der mnemischen Ueberlegungen von R. SEMON mit der Komplikation der Verhältnisse durch die scharf ausgeprägte Metamorphose zu rechnen haben werden. Selbst wenn man von Formänderungen im Laufe der Stammesgeschichte absicht und sich nur überlegt, auf welche Weise es erreicht werden mag, dass z. B. ein Käfer während jedes einselnen Altersstadiums die seiner Art zukommende Form des Skelettes, wie eines jeden andern Teiles erhält und darüber hinaus auch die für die betreffende Art charakteristischen Lebensgewohnlisten entwickelt, so scheint es recht wenig wahrscheinlich, dass hiefür grobe entwicklungsmechanistische Erklärungsversuche ausreichen.

Falls es gelingen würde, in langandauernden Experimenten durch bestimmte aeussere Einwirkungen bestimmte Aenderungen im Chitinskelett holometaboler Insektenimagines hervorzurufen, so wären solche Ergebnisse von ähnlicher theoretischer Tragweite, wie solche am Säugetiergebiss. Ueber die Schwierigkeit und die notwendige Zeitdauer solcher Experimente darf man sich jedoch auch hier keinen Illusionen hingeben.

Experimente am Säugetiergebiss im oben erwähnten Sinn und Umfang sind meines Wissens bisher noch nicht angestellt worden. Die Verhältnisse scheinen so ungünstig zu liegen, dass nur dem geschicktesten und ausdauerndsten Experimentator überhaupt

Aussicht auf Erfolg winkt. Trotzdem sei hier nachdrücklich auf die Notwendigkeit derartiger Experimente hingewiesen, deswegen, weil diese bei einem eventuellen positiven Ergebnis gerade infolge der scharfen Zuspitzung der Verhältnisse in der allgemeineren Frage nach der Vererbung von Reizwirkungen überhaupt eine ungemein präzise Antwort zu liefern vermöchten.

LITERATUR.

1912. Abel, O. *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere.* Stuttgart.

1833-43. Agassiz, L. *Recherches sur les Poissons fossiles.* Neuchâtel.

1915. Aichel, O.[1]. *Das Problem der Entstehung der Zahnform.* Archiv f. Anat. u. Phys., Anat Abt. Supplement, 1915.

1901. Bluntschli, H. *Zur Phylogenie des Gebisses der Primaten mit Ausblicken auf jenes der Säugetiere überhaupt.* Viertelj. Schr. Nat. Ges. Zürich, Jahrg. 56. Zürich.

1885. Boulenger, G. A. *Catalogue of the Lizards of the British Museum,* II. Aufl., Vol. II. London.

1923. Broili, F. Siehe unter Zittel.

1921. Doederlein. L. *Betrachtungen ueber die Entwicklung der Nahrungsaufnahme bei Wirbeltieren.* Zoologica, Bd. 27. L. 4. Heft. 71. Stuttgart.

1897. Goeldi, E. A. *Die Eier von 13 brasilianischen Reptilien etc.* Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. Bd. X. Jena 1897.

1880. Guenther, A. *An introduction to the study of fishes.* Handbuch der Ichthyologie, Edinburgh. (Deutsche Uebersetzung, Wien 1886.)

1910. Hagmann, G. *Die Reptilien der Insel Mexiana.* Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 28. Jena.

1874. Hertwig, O. *Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier.* Jenaische Zeitschr., Bd. 8.

1916. Hertwig, O. *Das Werden der Organismen.* Jena.

1910. Hesse-Doflein, *Tierbau und Tierleben,* Vol. I. Berlin.

1914. Lang, Arnold. *Experimentelle Vererbungslehre.* Jena.

1903-04. Lönnberg, E. *On the adaptation to a molluscivorous diet in Varanus niloticus.* Arkiv for Zoologi, Vol. 1. Stockholm.

1922. Peyer, B. *Ueber die Flossenstacheln der Welse und Panzerwelse, sowie des Karpfens.* Morphol. Jahrb., Bd. 27.

[1] Aufsätze zur selben Arbeit siehe auch: Aichel, O.; Zahnärztl. Rundschau XXV, Jahrg. Nr. 34 u. 42, Berlin 1916; Adloff: ibid. Nr. 31 u. 36; Greve, H. Christian: Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilkunde 1917, Heft 3, Berlin 1917.

1840-45. Owen, R. *Odontography*. London.

1894. Röse, C. *Ueber die Zahnentwicklung der Fische*. Anat. Anz.

1895. Röse, C. *Das Zahnsystem der Wirbeltiere*. Anat. Hefte, IV. Bd., 1894. Wiesbaden.

1911. Semon, R. *Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens*. III. Aufl. Leipzig.

1912. Semon, R. *Das Problem der Vererbung « erworbener Eigenschaften »*. Leipzig.

1912. Stromer v. Reichenbach, E. *Lehrbuch der Palaeozoologie*, II. Teil. Leipzig-Berlin.

1904. Weber, M. *Die Säugetiere*. Jena.

1892. Woodward, A. S. *The evolution of sharks teeth*. Natural Science, Vol. I, No. 9. London.

1923. Zittel, Karl A. v. *Grundzüge der Palaeontologie*, IV. Aufl., II. Abteilung. München-Berlin.